Opusc. Zool. Budapest, XXI, 1985

Betrachtungen zur vergleichenden Ökologie der Hochgebirge

Von

H. FRANZ*

Die Hochgebirge der Erde erheben sich zu Meereshöhen, in denen extreme Klimaverhältnisse herrschen, in denen nur noch an extremste Lebensbedingungen angepasste Organismen oder selbst solche nicht mehr dauernd zu existieren vermögen. Sie stellen deshalb für den Ökologien überaus lehrreiche Studienobjekte dar. Trotzdem ist es nicht leicht, eine weltweit gültige Definition des Begriffes Hochgebirge zu geben.

Der Bewohner gemäßigter Breiten verbindet mit dem Begriff Hochgebirge eine ganz bestimmte Landschaftsvorstellung: er denkt an ein Gebirge, das die Waldgrenze beträchtlich überragt und das womöglich mit den höchsten Gipfeln die orographische Schneegrenze überschreitet. Er denkt ferner an ein Gebirge mit scharfer und symmetrischer Gliederung in eine Reihe von Höhenstufen der Vegetation und Fauna und an eine in Höhenstufen gegliederte landwirtschaftliche Nutzung. Damit verbindet er die Vorstellung eines Gebirges, das sich mehr als 2000 m über den Meeresspiegel erhebt.

Diese Merkmale lassen sich nicht ohne weiteres auf andere Klimagürtel der Erde übertragen, denn sowohl die hohen Gebirge der feuchten Tropen und der trockenen Subtropen, als auch die Gebirge der subarktischen und arktischen Regionen weisen stark abweichende Aspekte auf.

Die Erhebung über den Meeresspiegel erweist sich, wie schon, TROLL (1941) dargelegt hat, bei einem planetarischen Vergleich für die Abgrenzung der Hochgebirge gegen die Mittelgebirge als unbrauchbar. In den arktischen und subarktischen Breiten haben Gebirge mit viel geringerer Seehöhe als in Mitteleuropa Hochgebirgscharakter. Es sinkt im subpolaren und polaren Bereich zuerst die Waldgrenze und dann die Schneegrenze auf das Meeresniveau herab. In den feuchten Tropen tragen dagegen oft noch Berge mit 4000 m Seehöhe bis zu den Gipfeln Wald, die Schneegrenze steigt über 6000 m an. In den Trockengebieten steigt die Waldgrenze noch höher und wird schließlich von waldlosem Gelände

* *Dr. Herbert Franz*, 2340 Mödling bei Wien, Jakob-Thoma-Strasse 3 B, Österreich.

überholt, das heißt der Wald fehlt vollkommen. In Gebirgen schließlich, die humide von aride Gebieten trennen, besteht eine asymmetrische Ausbildung der Höhenstufen auf der feuchten beziehungsweise trockenen Gebirgsseite. Seehöhe, Wald- und Schneegrenze sind daher für sich allein zur Abgrenzung des Begriffes Hochgebirge ungeeignet.

Troll (1959) hat deshalb betont, daß sich der Begriff Hochgebirge nur durch das Zusammentreffen eine ganzen Reihe von Landschaftsmerkmalen definieren läßt. Dazu gehört, daß sich die Gebirge über die Obergrenze des Waldes und Baumwuchses erheben, daß sie in den pleistozänen Eiszeiten über die damalige Schneegrenze aufragten, so daß sich der an den nivalen Klimabereich gebundene Schatz an Landschaftsformen ausbilden konnte, schließlich, daß in der heutigen Landschaft durch starke Wirkung der Bodengefrornis der Gesteinzerfall, die Strukturbodenbildung und die solifluidale Bodenabtragung flächenhaft wirksam werden können. Diese Höhenstufe erhebt sich in den Tropen über 4000 m, in den Trockengürteln der Erde über 5000 m, in den gemäßigten Breiten senkt sie sich ab, wo sie den Meeresspiegel erreicht beginnt im allgemeinen das Polargebiet.

Der dominierende, die Höhenstufengliederung erzeugende Faktor ist das Klima. In den gemäßigt-winterkalten Gebieten spielen für die Waldgrenze drei Faktoren die maßgebende Rolle: *1.* Die Frostresistenz bei den immergrünen Waldbäumen. Die Zirbe besitz in vollkommenster Weise die Eigensachaft der Waldgrenzbäume, daß ihre Triebe in der kurzen Zeit der frostfreien Vegetationsperiode ausreifen. Der *2.* wichtige Faktor ist die Andauer der Schneebedeckung und der Schneedruck, der *3.* die Frosttrocknis an Stellen mit dünner Schneedecke und daher tief gefrierendem Boden. Da die Nadeln der Bäume, wenn sie vorübergehend auftaufen, transpirieren, die Wurzeln aber aus dem gefrorenen Boden kein Wasser aufnehmen können, sind sie der Gefahr der Austrocknung ausgesetzt, ganz besonders an der Sonneneinstrahlung ausgesetzten Hängen, wo das Auftauen der Nadeln im Winter öfter erfolgt als in Schattenlagen.

In den Tropen ohne Jahreszeiten- aber mit Tageszeitenperiodizität spielen Schneebedeckung und Frosttrocknis keine Rolle, wohl aber die Frostgrenze und damit die Frostresistenz, der Mangel an Feuchtigkeit und der große Temperaturgegensatz zwischen Tag und Nacht.

Die Waldgrenze hat daher unterschiedliche Aspekte: In den gemäßigten Breiten der Nordhemisphäre finden wir Krummholzdickichte bis zur Höhe der schützenden Schneedecke mit einzelnen darüber aufragenden Wetterfichten. In den Tropen bilden dagegen Kugelschirmbäume verschiedener Verwandtschaften die Waldgrenze, meist Laubhölzer, aber auch *Podocarpus* und *Libocedrus*, von Epiphyten behangen und von Sträuchern, Bambus und Lianen unterwachsen. Der Wald bevorzugt Tal- und Muldenlagen, während die offenen Rücken von Höhengrasland oder Paramovegetation eingenommen werden.

In den gemäßigten Breiten der Südhemisphäre, besonders deutlich in den isolierten neuseeländischen Alpen, liegt die Waldgrenze niedriger als in vergleichbaren Breiten der Nordhemisphäre. Während sich in dieser schon im jüngeren Tertiär besonders in Ostsibirien eine Anpassung von Holzarten an Frostresistenz vollzog, war dies in den jungen und isolierten Hochgebirgen der Südhalbkugel nicht der Fall. Auf die durch gleichzeitige Hebung der Gebirge verschärfte Klimaverschlechterung waren die Holzpflanzen dort nicht vorbereitet, Gehölze mit Frostresistenz fehlen hier weithin bis heute.

Auch die Ausbildung der Vegetationsgrenze zeigt in den gemäßigten Breiten und in den Tropen einen unterschiedlichen Aspekt: In den gemäßigt-winterkalten Gebieten ist die Andauer der Schneedecke entscheidend, sie variiert oberhalb der Waldgrenze wegen der ungleichmäßigen Verteilung des Schnees durch den Wind und damit des Ausaperungszeitpunktes beträchtlich. Es stehen hier Gras- und *Loiseleuria*-Heiden auf schneearmen Flächen, der Schneetälchenvegetation lange schneebedecker Stellen gegenüber. Die Grenze der geschlossenen Vegetation liegt dort, wo die Zeitspanne zwischen Ausapern und Wiederzuschneien im Mittel der Jahre zu kurz wird, um die Entwicklung einer geschlossenen Vegetationsdecke noch zu gestatten. Hier beginnt die Polsterpflanzenstufe, der Pionierpflanzen angehören, die notfalls auch einen ungünstigen Sommer überdauern, in dem die Schneedecke überhaupt nicht abschmilzt (MOSER, 1970).

In den feuchten Tropen sind über der Waldgrenze die täglichen Temperaturschwankungen lebensbegrenzend. Der fast in jeder Nacht auftretende Bodenfrost führt zur Entstehung von Frostrissen im Boden und zu einer Bodenhebung, wodurch mechanische Schäden an den Wurzeln auftreten, die vor allem an Jungpflanzen tödliche Wirkungen haben können. Die Dauer der Schneedecke spielt dagegen in den Tropen für die Vegetation keine Rolle, weil sie bis zu der meist weit unter der Schneegrenze gelegenen Vegetationsgrenze von geringer Dauer ist. Unter diesen stark abweichenden Lebensbedingungen bilden sich über der Waldgrenze in den tropischen Gebirgen andere Lebensformen der Pflanzen aus als in gemäßigten Breiten: so unter anderen riesige Blattrosetten- und Schopfpflanzen, Wollkerzen und Hartpolster. Die von ihnen gebildete Pflanzenformation, die Paramovegetation, tritt großflächig in gemäßigt feuchten Lagen auf, während in den nassen Mulden und an quelligen Stellen andere Pflanzengesellschaften, in den venezolanischen Anden *Aciachne*-Rasen an ihre Stelle treten.

Während die Paramovegetation der feuchten Tropen Südamerikas und der ostafrikanischen Riesenvulkane mit der Hochgebirgsvegetation der holarktischen Gebirge nichts gemeinsam hat, treten in der Fauna der Paramos Venezuelas auffällige Konvergenzen zu paläarktischen Gattungen auf. Als Beispiele solcher Konvergenzen seien genannt: *a)* Die brachyptere Orthopterengattung *Meridacris* in Venezuela und die Gattung *Podisma* der paläarktischen Hochgebirge. – *b)* Der Laufkäfer *Colpodes frigidus* der *Polylepis*-Wälder Venezuelas und die für Schneetälchen in den holarktischen Hochgebirgen charakteristischen Nebrien. – *c)* Die Raubkäfergattung *Microusa* (nov. gen., PACE, 1983) und die in den paläarktischen Gebirgen weit verbreitete Gattung *Leptusa*. – *d)* Die Raubkäfergattung *Lamprostiba* (nov. gen., PACE, 1983) und die in paläarktischen Gebirgen weit verbreitete Gattung *Geostiba (Sipalia)*. – *e)* Ein in den venezolanischen Paramos häufiger schwarzer *Colpodes (?)* und diesem habituell sehr ähnliche *Pterostichus*-Arten der holarktischen Hochgebirge. – *f)* Ein kleiner schwarzer Laufkäfer der venezolanischen Paramos, *Carbonellia atra*, und paläarktische Vertreter der Gattung *Metabletus* s. l.

Während in gemäßigten Breiten im hochalpinen Bereich auf dem Boden aufliegende Steine für die Bodentiere eine wichtige Nische bilden, ist das in den Tropen nicht der Fall. Bei so extremen Temperaturschwankungen zwischen Nacht und Tag, sie erreichen das Ausmaß von 40 bis 50 °C, bilden Steine offenbar keinen ausreichenden Schutz mehr. In der Paramovegetation bilden an ihrer Stelle die Riesenschopfpflanzen für die Tiere die wichtigste Nische. Die Riesenespeletien bilden mit dem lebenden Blattschopf ein vor Sonneneinstrahlung und

Niederschlag schützendes Dach, unter dem sich zwischen den abgestorbenen, am Stamm haftenden Blättern Stockwerke mit verschiedenem Mikroklima ausbilden. Unmittelbar unter dem lebenden Schopf sind die abgestorbenen Blätter trocken und geben Tieren, die eine stärkere Durchfeuchtung ihrer unmittelbaren Umgebung nicht ertragen, eine ihnen zusagende Wohnstätte. Hier leben z. Bsp. Locustiden, Forficuliden und Blattiden, aber auch Raupen und gegen Feuchtigkeit empfindliche Spinnen. Tiefer unten am Stamm wird der abgestorbene Blattmantel feuchter, so daß hier mesophile Tiere, z.B. gewisse mesophile Käfer ihnen zusagende Lebensverhältnisse finden. Die am tiefsten Stammteil haftenden Blätter sind dauernd intensiv durchfeuchtet, hier leben in oft großer Artenmannigfaltigkeit echte Bodentiere wie Staphyliniden und andere Bodenkäfer sowie Vertreter anderer terrikoler Gruppen.

In den venezolanischen Anden läßt sich eine untere Paramostufe, in der die Espeletien mit niederen Sträuchern untermischt sind, von einer oberen Paramostufe, in der solche Sträucher fehlen und der Pflanzenbestand auch nicht mehr geschlossen ist, unterscheiden. In der unteren Paramostufe fehlen die hygrophilen Bodentiere, es tritt im Blattmantel der Espeletien unmittelbar über dem Boden eine mesophile Tiergemeinschaft auf.

Die *Aciachne*-Rasen stellen gewissermaßen ein Äquivalent der Schneetälchen in den Gebirgen gemäßigter Breiten dar, mit dem Unterschied, daß sie an Stelle langer Schneebedeckung durch andauernde Durchfeuchtung gekennzeichnet sind. Sie sind von einer geringen Zahl extrem hygrophiler Tierarten besiedelt.

Troll (1975) hat eingehend dargelegt, daß zwischen den Espeletieten der tropischen Anden und den Gesellschaften der Riesensenecien in den hohen ostafrikanischen Vulkanen eine auffälige Übereinstimmung der Lebensformen besteht, die einer konvergenten Entwicklung unter dem Einfluß gleichartiger Umweltbedingungen zu verdanken ist. Er hat deshalb auch die Bezeichnung Paramovegetation auf die entsprechenden ostafrikanischen Pflanzengesellschaften übertragen. Auch die Riesensenecien bilden eine wichtige Nische für die Hochgebirgsfauna, allerdings meist erst nachdem die Pflanzen abgestorben und umgestürzt sind.

Noch eine Erscheinung unterscheidet sowohl die Anden von Venezuela bis Equador als auch die ostafrikanischen Riesenvulkane von den Hochgebirgen gemäßigter Breiten: das Auftreten von krummholzartigen Relikwäldern weit oberhalb der orographischen Waldgrenze. In Südamerika sind es die *Polylepis*-Wälder, die auf Blockhalden in der oberen Paramostufe auftreten und die nicht nur im Pflanzenbestand sondern auch in der Fauna von den Paramos stark abweichen. Es sind Reliktwaldbestände, die nach pollenanalytischen Untersuchungen von Van der Hammen (1974) in Columbien bis vor 20 000 Jahren eine weitaus größere Verbreitung aufwiesen als heute. Ihnen entsprechen in sehr hohen Lagen der ostafrikanischen Vulkane Bestände von *Philippia*, die auch dort über die Grenze des geschlossenen Waldes emporreichen.

Die Entwicklung einer Paramovegetation hat das Vorhandensein ausreichender Feuchtigkeit zur Voraussetzung, einschließlich eines gewissen Wasserhaltevermögens der Böden. Sobald in den trockenen Subtropen diese Bedingungen nicht mehr vorhanden sind, findet die Verbreitung der Paramovegetation ihre Grenze, was in den fast 8000 km von N nach S streichenden Anden besonders deutlich zu beobachten ist. Der Chimborazo in Ecuador ist hier der südlichste Gipfel, von dem Paramovegetation beschrieben ist, die Espeletieten sind dort

aber nicht überall gleich gut entwickelt, sondern an den trockenen Nordhängern nur noch in Kümmerformen vorhanden.

Die Hochanden Perus gehören dem trockenen subtropischen Hochgebirgsgürtel an. Sie besitzen zwischen 4000 und 4500 m Höhe einen Trockenrasengürtel, die Puna, an die nach oben eine hochwüstenartige Frostschuttzone mit in den tieferen Teilen noch lückiger Vegetation anschließt. Ihr folgt nach oben die Nivalstufe.

Gegen den Norte Grande Chiles nehmen die Niederschläge weiter ab. Nebelwälder, die an den O-Hängen der peruanischen und bolivianischen Anden noch vorhanden sind, fehlen in diesem Bereich vollkommen, letzte Ausläufer finden sich in der Sierra de Aconquija in NW-Argentinien. Im Norte Grande Chiles wird die Puna in 3000 bis 4000 m Höhe durch eine schüttere Zwergstrauchvegetation, den Tolar, und auf sandigem Untergrund durch schüttere Horstgrasbestände, den Pachonal, ersetzt. Darüber besteht nur noch eine Pioniervegetation, die fast ausschließlich aus den Hartpolstern von *Azorella*-Arten gebildet wird. In der spärlichen Feuchtigkeit und den spärlichen organischen Resten unter diesen Polster lebt einen artenarme hygrophile Bodenfauna, die zu der ebenfalls artenarmen xerophilen Fauna des Tolar und Pajonal in scharfem Gegensatz steht und offenbar mit der Fauna der Polsterpflanzenstufe in den südlicheren Anden in Beziehung steht. Ich fand hier Vertreter der Carabidengattung *Trechisibius*, ferner an Käfern Pselaphiden und Staphyliniden, schließlich Milben und Collembolen. Über der Azorellenzone folgt eine Hochwüste und schließlich die Nivalstufe. Unter dem in der Hochwüste gelegentlich fallenden Schnee kommt es nicht zur Anhäufung von Feuchtigkeit, da der Schnee nicht schmilzt sondern sogleich sublimiert.

In den Anden von Mittelchile findet sich an den W-Hängen Wald, der an seiner Obergrenze offenbar anthropogen auf weiten Strecken in Grasland verwandelt ist. Darüber liegt im Bereich der Paßhöhe von El Portillo nur noch eine Polsterpflanzenstufe, in der ich Azorellen vermißte und auch keine Spur einer Schneetälchenvegetation und Fauna im Sinne der holarktischen Gebirge fand. In Südchile liegen über der Waldgrenze weithin durch intensiven solifluidalen Bodenabtrag bedingte Hochwüsten. Im Bereich von Puerto Natales reicht der Gletscher bis zum Meer, die Waldgrenze sinkt hier, gebildet von *Notofagus antarctica*, bis nahe an das Meeresniveau ab.

Läßt sich in den Anden dank der Kontinuität des Gebirges über viele tausende Kilometer beobachten, wie die Paramovegetation der humiden Tropen in den trockenen Subtropen durch Trockenrasen abgelöst wird, so lassen sich in Afrika wegen der Isoliertheit der einzelnen Vulkane keine gleichartigen Beobachtungen anstellen. In den Drakensbergen in Südafrika tritt uns ein Gebirge entgegen, welches manche Ähnlichkeit mit den holarktischen Gebirgen aufweist. Das ausgedehnte Weidegrasland Lesottos erinnert an die Almweiden der Alpen.

Bilden schon die N–S-streichenden Anden weithin eine Klimascheide und besitzen sie deshalb mit Ausnahme des nordöstlistchen Teiles einen ausgeprägt asymmetrischen Aufbau der Höhenstufen an ihrer Ost- beziehungsweise Westflanke, so ist diese Asymmetrie im W-O-streichenden Himalaya noch viel stärker ausgeprägt. Das höchste Gebirge der Erde bildet eine scharfe Grenze zwischen dem tropischen Monsungebiet im Süden und den paläarktischen Hochsteppen Tibets. Zwischen beiden liegt über der orographischen Waldgrenze ein humider Gürtel hochalpine Bereiche, deren Formationen mit den Tropen nichts, mit den

paläarktischen Hochgebirgen dagegen sehr viel gemeinsam haben. Zeigt schon der subalpine Waldgürtel gewisse Anklänge an die subalpinen Wälder der Paläarktis, so liegt über diesen ein ausgedehnter Grasheidengürtel, der den alpinen Grasheidengürtel von den Pyrenäen bis zum Kaukasus weitgehend gleicht, und der diesen fortsetzt.

ALEXANDER VON HUMBOLDT hat als erster den Versuch unternommen, die klimabedingten Vegetationsgürtel der Erde nicht bloß in horizontaler Richtung nach der geographischen Breite, sondern zugleich auch in vertikaler Richtung nach den Höhenstufen zu vergleichen. Diese Arbeit hat TROLL (1948) aufgegriffen und fortgeführt, indem er in zahlreichen Publikationen den planetarischen Vergleich der Höhenstufen der Gebirge der Erde erweiterte und vertiefte. Er wies vor allem darauf hin, daß in der dreidimensionalen Anordnung der Klima-, Vegetations- und Landschaftszonen der Erde eine deutliche Asymmetrie vorhanden sei. Einerseits bestehe zwischen den tropischen Hochgebirgen und ihrem Mangel an thermischen Jahreszeiten und der winterkalten Hochgebirgen der Nordhalbkugel der allergrößte Gegensatz, anderseits zwischen den tropischen Gebirgen und den hochozeanischen Zonen der Subantarktis eine auffällige klimatische, ökologische, ja floristische Ähnlichkeit. Nach TROLL ist dies eine Folge der veschiedenen Land- und Wasserverteilung auf der Nord- und Südhalbkugel.

Dieser Darstellung, die von mir an anderer Stelle ausführlicher wiedergegeben wurde (FRANZ, 1979) ist STOCKER (1963) mit dem Einwand entgegengetreten, daß die Asymmetrie in der dreidimensionalen Vegetationsverteilung auf der Erde nur bestehe, so lange man die Feuchtigkeitsansprüche der Vegetation nicht berücksichtige. Unterscheide man in der Vegetationsverteilung zwischen einem extrem humiden, einem gemäßigt humiden, einem gemäßigt ariden und einem extrem ariden Sektor und lege in diesen Sektoren Profile von der Nord- zur Südhalbkugel, so ergebe sich zonale und ökologische Symmetrie. STOCKER räumt allerdings ein, daß sich die dritte Dimension der Höhenstufen als durchgehendes Längsprofil nur im extrem humiden Sektor zeichnen lasse, in den übrigen Sektoren seinen nur Teilprofile möglich. Das hat seinen Grund darin, daß in diesen auf der Südhalbkugel genügend Beispiele fehlen.

Trotzdem muß man den Unterschied zwischen humiden (ozeanischen) und ariden oder mindestens semiariden (kontinentalen) Gebieten weltweit betrachten und beschreiben. Tut man dies nicht, so bleibt die in den meisten Gebirgen der Erde bestehende Asymmetrie in der Ausbildung der Höhenstufen an den verschiedenen Gebirgsflanken unberücksichtigt. Gebirge mit vollkommener oder auch nur annähernder Symmetrie im Höhenstufenaufbau an allen Flanken sind ein Sonderfall, der nur gegeben ist, wenn das betreffende Gebirge allseits von einem einheitlichen Klimaraum umschlossen ist. Bilden Hochgebirge Klimascheiden, wie das mehrheitlich der Fall ist, dann bestehen an den den veschiedenen Klimabereichen zugewandten Flanken unterschiedliche Höhenstufen. Solche Asymmetrien sind ökologisch besonders lehrreich und dürfen daher bei einem dreidimensionalen planetarischen Vergleich der Höhenstufen der Gebirge nicht vernachlässigt werden.

SCHRIFTTUM

1. FRANZ, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge. – Stuttgart: 1–495.

2. HAMMEN, T. VAN DER (1974): The Pleistocene changes of vegetation and climata in Tropical South Amerika. – Journ. Biogeogr.: 3–26.

3. Monasterio, M. (Ed.) (1980): Estudios ecologicos en los Paramos andinos. – Mérida, Venezuela: 1–12.

4. Moser, W. (1970): Microclimate and photosynthesis in the nival-zone of the Alps. – IBP-Tunda–Biome, Kevo, 22–33.

5. Pace, R. (1983): Aleocharinae oreofile del Venezuela raccolte dal Prof. Franz. I. Bolitocharini et Callicerini Geostibae. – Boll. Soc. Ent. Ital., 115: 91–102.

6. Stocker, O. (1963): Das dreidimensionale Schema der Vegetationsverteilung auf der Erde. – Ber. Dt. Bor. Ges., 76: 168–178.

7. Troll, C. (1941): Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. Bonn, 21.

8. Troll, C. (1948): Der asymmetrische Aufbau der Vegetationszonen und Vegetationsstufen auf der Nord- und Südhalbkugel. – Jahresber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich: 46–83.

9. Troll, C. (1955): Über das Wesen der Hochgebirgsnatur. – Jb. Österr. Alpenver., 80: 142–157.

10. Troll, C. (1975): Vergleichende Geographie der Hochgebirge der Erde in landschaftsökologischer Sicht. – Geogr. Rdsch., 5: 185–198.